

УДК 594.381.5 : 575.22

ЗНАЧЕНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ И ГЕНЕТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ПОДДЕРЖАНИИ СТАБИЛЬНОСТИ ГИБРИДНОЙ ЗОНЫ У ПРУДОВИКА БОЛЬШОГО

Шимкович Е. Д.

Значение климатических и генетических факторов в поддержании стабильности гибридной зоны у прудовика большого. — Е. Д. Шимкович. — В результате анализа значения различных факторов для поддержания стабильности гибридной зоны у большого прудовика установлено, что в этом процессе более важными становятся генетические ограничения по сравнению с экологическими.

Ключевые слова: гибридная зона, стабильность, *Lymnaea stagnalis*, *Planorbarius corneus*, климатический фактор, генетический фактор.

Адрес: Казанский (Приволжский) федеральный университет, 420008, ул. Кремлевская, 18, Казань, Российская Федерация, e-mail: EDShimkovich@kpfu.ru.

Значення кліматичних та генетичних факторів у підтримці стабільності гібридної зони у ставковика великого. — О. Д. Шимкович. — В результаті аналізу значення різноманітних факторів у підтримці стабільності гібридної зони у ставковика великого встановлено, що в цьому процесі більш важливими стають генетичні обмеження у порівнянні з генетичними.

Ключові слова: гібридна зона, стабільність, *Lymnaea stagnalis*, *Planorbarius corneus*, кліматичний фактор, генетичний фактор.

Адрес: Казанський (Приволзький) федеральний університет, 420008, вул. Кремлівська, 18, Казань, Російська Федерація, e-mail: EDShimkovich@kpfu.ru.

The meaning of climatic and genetic factors in supporting the stability of the hybrid zone of *Lymnaea stagnalis* s. lato. — E. D. Shimkovich. — The analysis of the meaning of various factors in supporting the stability of a hybrid zone of *Lymnaea stagnalis* shown that genetic constraints are more important, than ecological.

Key words: hybrid zone, stability, *Lymnaea stagnalis*, *Planorbarius corneus* climatic factor, genetic factor.

Address: Kazan Federal University, 420008, 18 Kremlyovskaya Street, Kazan, Russia Federation, e-mail: EDShimkovich@kpfu.ru.

Введение

Интрогрессивная гибридизация – широко распространенное в природе явление. Оно встречается как у растений, так и у самых разных групп животных, и чаще всего наблюдается у широкоареальных видов, представляющих собой надвидовое образование с несколькими викарными видами. Ключевой особенностью интрогрессивной гибридизации является образование гибридных зон или зон генных интрогрессий, главная черта которых – стабильность в пространстве и во времени.

Ранее обосновано [1], что вид *Lymnaea stagnalis* s. lato – это надвидовой комплекс, который в масштабе Украины можно представить в виде двух гибридизирующих аллоидов, соединенных широкой зоной генных интрогрессий. При этом гибридная зона между восточным и западным алловидами *L. stagnalis* s. lato характеризуется асимметрическими интрогрессиями, связанными со значительно большим миграционным потенциалом особей восточного алловида; проходит параллельно течению Днепра и по своему расположению, значительной площади и направлению интрогрессии

генов подобна прежде описанной гибридной зоне катушки роговой *Planorbarius corneus* s. lato [2].

Совпадение в образовании гибридных зон у двух данных видов пресноводных моллюсков имеет особый смысл, поскольку доказывает неслучайный характер дифференциации этих широкоареальных видов и размещения зон их контакта. Очевидно формирование генетической структуры этих видов проходило под влиянием одного общего фактора или группы факторов, что и необходимо детально исследовать.

Целью данного исследования является изучение значения определенных климатических и генетических факторов в поддержании стабильности гибридной зоны у пресноводного моллюска – прудовика большого, а также проведение аналогии с катушкой роговой.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили 49 серий моллюсков прудовика большого, собранные летом и осенью 2005–2010 гг. в водоемах различного типа по всей территории Украины.

Пространственный анализ распределения аллелей проведен с помощью программы Mapinfo

Professional v.7.8. Для построения геногеографических карт использовали программу Diva GIS.

Было проведено ГИС-моделирование, конечным результатом которого должно было стать установление возможного распространения видов соответственно особенностям их современных ареалов и мест обитания. Такая процедура осуществляется с помощью компьютерного моделирования на основе технологии геоинформационных систем (ГИС). При этом установленное местонахождение вида привязывалось к известному набору современных климатических и биоклиматических показателей. С этой целью разработаны различные модели, в частности, нами использована модель BIOCLIM [2]. Она позволяет использовать даже неполные и фрагментарные данные о распространении видов или их генотипов. Учитывая пределы отдельных биоклиматических параметров на территории, где отмечены особи вида, составляется пространственная модель, в которой комбинации параметров благоприятны для обитания. В литературе подобный подход получил название «моделирование экологической ниши» [12].

Результаты и их обсуждение

При исследовании гибридных зон [6; 7; 8; 9] неоднократно подчеркивалось, что стабилизация зон интрогрессий генов в пространстве и во времени реализуется за счет ландшафтных, биотопических или климатических факторов.

Факторы стабилизации гибридной зоны в случае с исследованными видами легочных моллюсков не являются очевидными. То, что во многом география гибридной зоны совпадает с руслом Днепра, наводит на мысль, что эта крупная речная артерия могла быть физической преградой для миграционных потоков. Это в общем парадоксальное для пресноводных организмов предположение не покажется таким уж странным, если учесть, что особи этих видов не способны к активному передвижению против течения. Поэтому смывые, к примеру, весенними паводками моллюски из левобережных популяций теоретически неспособны активно подниматься вверх по течению рек правого берега Днепра и таким образом осуществлять экспансию Западной Украины. Аналогичная ситуация и с особями правобережных притоков Днепра. Вместе с тем некоторые несовпадения границы гибридной зоны с руслом Днепра, особенно в южной его части, наводят на мысль о том, что, если Днепр и является преградой для миграций, то только преградой второстепенной. Этот вывод подтверждает наблюдаемая асимметричность интрогрессий гибридных зон. Дело в том, что наличие этой особенности доказывает разный миграционный потенциал особей восточного и западного аллоидов, чего не должно было бы быть при наличии просто физической преграды, которая обоюдно эффективна для двух этих аллоидов.

Ранее С. В. Межжериним и др. [4] при анализе особенностей гибридной зоны катушки роговой уже обсуждалась возможность климатических факторов как своего рода ограничителей миграции моллюсков, в особенности в восточном направлении. Дело в том, что приблизительно в соответствии с зоной, разде-

ляющей алловида, проходит основная климатическая граница Украины. Она разделяет территорию страны на две климатические зоны: юго-восточную с сухим континентальным климатом и северо-западную, характеризующуюся относительно влажным климатом и менее континентальными условиями [5]. Поэтому предполагалось, что эти легочные моллюски, в частности катушка роговая, живущая в неглубоких водоемах, должны быть адаптированы к кратковременным пересыханиям. Если учесть, что на востоке Украины засушливых дней гораздо больше, чем на западе, то особи восточного алловида должны быть адаптированными к пересыханиям гораздо лучше. В такой ситуации зональность Украины по засушливым зонам во многом могла бы определять распространение восточных и западных аллоидов *P. corneus* и границу между ними.

При этом вполне естественным будет выглядеть то обстоятельство, что более адаптированные к засушливым условиям моллюски восточного алловида достаточно свободно проникают в западные регионы, в которых условия жизни для этого вида вполне благоприятны, тогда как миграция в обратном направлении, то есть в относительно неблагоприятные области, ограничена. Разная приспособленность моллюсков к разным условиям существования формирует более высокий миграционный потенциал особей восточных и западных аллоидов. Это, в данном случае, вызвано разной степенью адаптации моллюсков к лимитирующим факторам среды и определяет асимметричность гибридных зон. Аналогичное объяснение вполне приемлемо и для прудовика, характер западно-восточного вектора дифференциации которого совпадает с известными границами засушливых дней (рис. 1).

Одним из наиболее актуальных вопросов, возникающих при исследованиях гибридных зон, является выяснение причин и факторов стабильности этих гибридных зон. Ведь их география остается стабильной на протяжении тысячелетий, а значит, постоянно идущие миграционные процессы не в состоянии их «размыть».

Обычно исследователи предполагают возможность существования двух групп факторов стабильности [3]. Первый – экологический фактор. Родительские виды характеризуются разными ландшафтно-биотопическими предпочтениями или же адаптированы к разным физическим условиям существования (температуре, влажности), поэтому взаимопроникновение особей близких видов ограничено условиями среды, а виды контактируют только на стыках ареалов. Такое объяснение достаточно хорошо для узких зон, когда гибридизация происходит, например, в области острого экотона [11] на границе горного и равнинного рельефа или лесного и степного ландшафтов. Большинство известных гибридных зон все же располагаются на равнинной местности, где отсутствует явный экологический или ландшафтный контраст, хотя тенденции к тому, что гибридизирующие виды имеют разные климатические предпочтения, все-таки, как правило, возможны. В таких случаях гибридные

зоны могут охватывать сотни километров, а потому их следует интерпретировать как зоны генных интрогрессий. Недостатком экологического пояснения стабилизации гибридных зон является то обстоятельство, что экологические факторы не могут объяснить, по-

чему интрогрессии генов на протяжении тысячелетий ограничиваются узкими регионами, поскольку на уровне единичных генов теряются экологические предпочтения родительских видов, и отдельные гены должны свободно «мигрировать» по ареалу надвида.

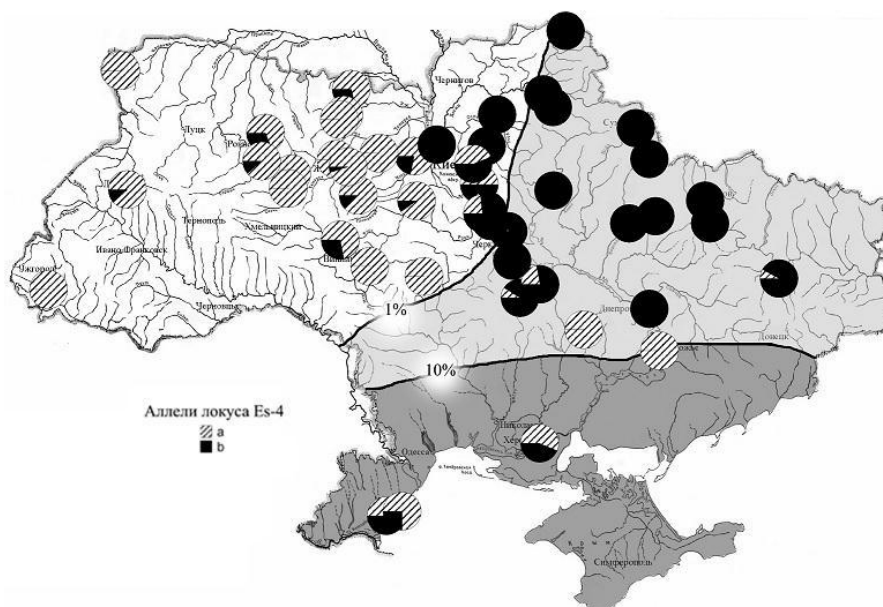


Рис. 1. Изменчивость частот аллелей локуса *Es-4* в популяциях прудовика большого *Lymnaea stagnalis* s. lato в пределах Украины, на фоне изолиний, показывающих распределение относительного числа засушливых дней в году.

Fig. 1. The variability of alleles *Es-4* frequencies in populations of *Lymnaea stagnalis* s. lato in Ukraine, on a background of contour lines showing the distribution of the relative number of dry days in a year.

Механизм второго (генетического) фактора стабилизации гибридных зон заключается либо в том, что особи-носители чужеродных генов имеют пониженную приспособленность и, соответственно, элиминируются естественным отбором как мало-приспособленные, либо же клетки-прародительницы гамет, содержащие инкорпорированные гены, не проходят нормальный мейоз. В этой ситуации остается непонятным почему носители единичных чужеродных аллелей настолько уязвимы, тогда как гибридные особи весьма жизнеспособны и в зонах гибридизации настолько многочисленны, что даже вытесняют генетически чистых особей родительских видов. Кроме того, остается неясным асимметричный характер интрогрессий.

Таким образом, каждая из вышеизложенных точек зрения имеет слабые стороны, а потому проверка их адекватности остается актуальной задачей. В данном исследовании в качестве проверочного теста проводится прогнозирование возможного распространения родительских видов, основанное на особенностях их современных ареалов и мест обитания с помощью компьютерного моделирования на основе технологии геоинформационных систем [12].

Проведенная экстраполяция ареалов восточной и западной форм алловидов *L. stagnalis* с помощью

этого метода не показывает адекватных наблюдаемой картине результатов (рис. 2). Во-первых, теоретические ареалы продвигаются на запад и восток намного шире, чем это есть на самом деле, в результате чего западный алловид распространяется вплоть до крайнего Юго-Востока Украины, а граница восточного проходит у западных пределов Польши. Во-вторых, граница между ареалами направляется не с юго-запада на северо-восток, а с юго-востока на северо-запад.

Таким образом, у *L. stagnalis* ареалы алловидов, промоделированные на основе биоклиматических факторов, совершенно не отвечают эмпирическим. Поэтому можно предположить, что ареалы и, соответственно, гибридная зона стабилизируются, главным образом, генетическими механизмами, ограничивающими интрогрессии генов от одного вида к другому. Это объяснимо тем, что прудовик большой – многочисленный, относительно эврибионтный вид, обитающий по всей территории Украины. Очевидно, при такой эврибионтности природно-климатические особенности региона отходят на второй план.

Полученные результаты относительно неоднородности факторов стабилизации ареалов у разных видовых групп проверены нами путем анализа влияния отдельных факторов на изменчивость частот аллелей диагностического локуса (табл. 1).



Рис. 2. Моделирование экологической ниши путем экстраполяции распространенности особей с аллелями локуса *Es-4* по ареалу прудовика большого *L. stagnalis s. lato*.

Условные обозначения: А и В – особи-носители аллелей *Es-4^a*, *Es-4^b* соответственно.

Fig. 2. Modelling of the ecological niche by extrapolation of prevalence of individuals with alleles locus *Es-4* to its range of *L. stagnalis s. lato*.

Legend: A and B – individuals-carriers of alleles *Es-4^a*, *Es-4^b* respectively.

Таблица 1. Вероятное влияние разнообразных биоклиматических факторов на изменчивость частот аллелей диагностических для восточного и западного аллоидов локусов у двух надвидовых комплексов легочных моллюсков

Table 1. The likely impact of a variety of bioclimatic factors on the variability of the frequencies of alleles diagnostic for the eastern and western allovidov loci in the two complexes supraspecific pulmonary mollusks

Параметр	<i>L. stagnalis</i>		<i>P. corneus</i>		Параметр	<i>L. stagnalis</i>		<i>P. corneus</i>	
	F	p	F	p		F	p	F	p
LON	11,9	0,001	26,63	0,001	tmin10	0,01	0,93	4,51	0,04
alt	4,06	0,05	0,01	0,91	tmin11	1,30	0,26	13,93	0,001
tmin1	0,74	0,39	12,49	0,001	tmax11	1,07	0,31	7,58	0,01
tmax1	1,22	0,27	7,88	0,01	tmin12	0,44	0,51	12,15	0,001
tmin2	1,58	0,21	17,22	0,001	tmax12	0,33	0,57	5,69	0,02
tmax2	3,14	0,08	14,36	0,001	bio3	15,93	0,001	10,58	0,001
tmin3	0,78	0,38	10,97	0,001	bio4	8,11	0,01	28,08	0,001
tmax3	4,16	0,05	11,20	0,001	bio6	0,74	0,39	12,49	0,001
prec4	2,41	0,13	7,34	0,01	bio7	3,85	0,05	29,44	0,001
tmin5	5,06	0,03	1,38	0,24	bio8	5,84	0,02	2,32	0,13
tmax5	3,34	0,07	4,74	0,03	bio11	1,14	0,29	11,83	0,001
prec5	11,1	0,001	5,84	0,02	bio13	3,42	0,07	6,84	0,01
tmin6	4,54	0,04	1,96	0,17	bio15	7,59	0,01	12,74	0,001
prec6	6,11	0,02	8,81	0,001	bio16	3,74	0,06	6,73	0,01
prec7	2,31	0,13	6,45	0,01	bio18	3,48	0,07	6,46	0,01

Обозначения: LON – географическая долгота; alt – высота над уровнем моря; t – температура (max – максимальная, min – минимальная, цифры обозначают порядковый номер месяца); prec – среднемесячный уровень осадков, bio3 – изотермичность; bio4 – температурная сезонность; bio6 – минимальная температура самого холодного месяца; bio7 – летний температурный диапазон; bio8 – средняя температура самого влажного квартала; bio11 – средняя температура самого холодного квартала; bio13 – осадки самого влажного месяца; bio15 – сезонность осадков (CV); bio16 – осадки самого влажного квартала; bio18 – осадки самого теплого квартала; F – показатель Фишера; p – достоверность.

Legend: LON – longitude; alt – height above sea level; t – temperature (max – maximum, min – lowest, the figures indicate the ordinal number of the month); prec – average rainfall, bio3 – isothermal; bio4 – temperature seasonality; bio6 – minimum temperature of the coldest month; bio7 – summer temperature range; bio8 – the average temperature of the wettest quarter; bio11 – average temperature of the coldest quarter; bio13 – rainfall of the wet months; bio15 – seasonal rainfall (CV); bio16 – rainfall wettest quarter; bio18 – rainfall warmest quarter; F – Fisher's figure; p – significance.

Для этого был использован дисперсионный анализ. В результате установлено, что у прудовика только один чисто географический (долгота) и два климатических (средняя влажность мая и изотермичность) фактора оказывают в высшей степени достоверное влияние на распределение частот аллелей диагностического локуса в исследованной части ареала. Тогда как для катушки роговой таких факторов оказалось в пять раз больше. Наряду с долготой в выс-

шей степени достоверное влияние на генетическую структуру популяций оказывают еще и более 10 биоклиматических факторов. Причем наибольший вклад вносит зимняя температура, в особенности – самые низкие температуры с ноября по март, а также самая низкая температура самого холодного месяца и самая холодная температура самого холодного квартала. Осадки также оказывают определенное влияние, но их статистическая значимость гораздо меньшая.

Следовательно, предварительное объяснение, связанное с разной степенью засушливости региона, при более тщательном анализе не нашло своего подтверждения. Основным фактором дифференциации генных частот, как показывает формальный статистический анализ, следует считать зимние температуры. Это означает, что на ее распространение влияет именно вымерзание в самые холодные периоды года. В соответствии с этим, основным фактором ограничения продвижения особей западного вида на восток становятся явно более низкие зимние температуры более континентальных регионов востока.

У прудовика влияние экологических факторов гораздо менее выражено, несмотря на то, что сезонность осадков и изотермичность также свидетельствуют об определенной значимости экологических факторов, хотя их влияние гораздо менее значимо, чем для катушки роговой.

Таким образом, проведенное исследование доказывает, что в стабилизации этих гибридных зон имеют свою роль как генетические, так и

экологические факторы. Однако первостепенность экологического или генетического факторов зависит от экологических особенностей вида. Для более многочисленного эврибионтного вида, каковым является *L. stagnalis*, зоны генных интрогрессий которого значительно шире, более важными становятся генетические ограничения, а для стенобионтного *P. corneus*, который характеризуется более узкой зоной, – экологические.

Выводы

Моделирование экологической ниши с дальнейшей экстраполяцией на этой основе возможных ареалов аллоидов, а также статистический анализ влияния разных биоклиматических факторов на изменчивость генных частот диагностических локусов доказали, что первоочередное значение в стабилизации гибридной зоны у прудовика большого *L. (superspecies) stagnalis* имеют генетические факторы, хотя, в определенной мере, не исключены и экологические.

Благодарности. Автор выражает свою признательность С. В. Межжерину и А. В. Гарбару за ценные консультации, В. М. Титару – за помощь в проведении ГИС-моделирования, Е. И. Жалай – за помощь в экспериментальной работе.

1. Генетическая изменчивость и филогеография двух видов пресноводных легочных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) фауны Украины / С. В. Межжерин, А. В. Гарбар, Е. Д. Коршунова [и др.] // Вісник укр. товариства генетиків і селекціонерів. – 2008. – Т. 6. – № 1. – С. 82–87.
2. Гарбар Д. А. Моллюски роду *Planorbarius* (Gastropoda, Pulmonata, Bulinidae) фауны України: аналіз морфологічних, каріологічних та генетичних ознак : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня кандидата біол. наук : спец. 03.00.08 «Зоологія» / Д. А. Гарбар. – Київ, 2006. – 21 с.
3. Механизмы стабилизации гибридных зон у пресноводных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata): тестирование гипотез путем моделирования экологической ниши / С. В. Межжерин, В. М. Титар, А. В. Гарбар, Е. Д. Коршунова [и др.] // Доповіді Національної академії наук України. – 2010. – № 12. – С. 144–149.
4. Межжерин С. В. Ресистематика моллюсков рода *Planorbarius* (Gastropoda, Pulmonata) фауны Украины: опыт решения проблемы на основе геногеографического подхода / С. В. Межжерин, Д. А. Гарбар, А. В. Гарбар // Доповіді Національної академії наук України. – 2006. – № 9. – С. 170–175.
5. Природа Украинской ССР. Климат / [Ред. Логвинов К. Т., Щербань М. И.]. – К.: Наук. думка, 1984. – 232 с.
6. Arnold M. L. Natural hybridization and evolution / M. L. Arnold. – Oxford. Univ. Press, 1996. – 232 P.
7. Asymmetric introgressive hybridization among Louisiana Iris species / M. L. Arnold, Sh. Tang, N. H. Marbin [et al.] // Genes. – 2010. – № 1. – P. 9–22.
8. Barton N. M. The role of hybridization in evolution / N. M. Barton // Molecular Ecology. – 2010. – V. 10. – P. 551–568.
9. Barton N. M. Analysis of hybrid zones / N. M. Barton, G. M. Hewitt // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1985. – V. 16. – P. 113–148.
10. Busby J. R. A bioclimatic analysis and prediction system / J. R. Busby // Nature Conservation: cost effective biological surveys and data analysis. – Canberra: CSIRO, 1991. – P. 64–68.
11. Hybridization of *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura, Discoglossidae) at a sharp ecotone in Western Ukraine: comparisons across transects and over time / A. Yanchukov, S. Hofman, J. M. Szymura [et al.] // Evolution. – 2006. – V. 60, № 3. – P. 583–600.
12. Martinez-Meyer E. Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions / E. Martinez-Meyer // Biodiversity Informatics. – 2005. – 1. 2. – P. 42–55.

Отримано: 31 травня 2016 р.

Прийнято до друку: 16.06.2016